Institut royal des Sciences naturelles de Belgique

BULLETIN

Tome XXXI, n° 47
Bruxelles, septembre 1955.

Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen

MEDEDELINGEN

Deel XXXI, nr 47
Brussel, September 1955.

LE CŒUR DE LA GRENOUILLE ET L'ORIGINE DU CERCLE DOUBLE DE LA CIRCULATION SANGUINE,

par Serge FRECHKOP (Bruxelles).

La découverte par HARVEY (1628) du cercle double de la circulation sanguine eut pour l'anatomie, la physiologie et la médecine la même importance que la découverte de COPERNIC pour l'astronomie et les sciences qui en dépendent. D'une manière étrange, beaucoup d'ouvrages traitant de la physiologie ou de la structure du système circulatoire ne mentionnent pas le nom de celui qui a fait cette découverte fondamentale. Certes, comme toujours dans le développement de la pensée, HARVEY avait des précurseurs; ainsi, suivant LARKEY et TEMKIN (1943), déjà au XIIIme siècle, le médecin arabe IBN-AN-NAFIS avait décrit la circulation du sang dans les poumons; elle a été traitée ensuite par Michael SERVETUS (1553) et par Realdus COLUMBUS (1559) et, en 1578, John BANISTER publia un travail anatomique basé surtout sur les œuvres d'André VESALIUS et de R. COLUMBUS et contenant en détail les opinions de ce dernier sur la circulation pulmonaire. Toutefois, la signification du processus de la circulation sanguine chez l'Homme et d'autres Mammifères n'a été nettement exprimée que par William HARVEY (1).

(1) D'après certains auteurs, sa découverte remonterait à 1616. Deux siècles plus tard, RUSCONI (1817) décrit l'origine des vaisseaux partant du cœur de la Salamandre aquatique, à partir des artères branchiales de la larve de celle-ci.

La question intéressante pour les naturalistes de la deuxième moitié du siècle passé qui venaient d'admettre l'idée de l'évolution des êtres vivants, était de savoir comment a pu se réaliser la transformation du circuit sanguin simple, propre aux Poissons, en circuit double des Vertébrés pulmonés ?

Etant donné que le têtard, larve aquatique respirant au moyen des branchies, se transforme en un Batracien anoure, plus ou moins terrestre et pourvu de poumons, les zoologues espéraient de trouver, dans les phénomènes du développement de la Grenouille, l'explication ou la répétition du processus qui amène son système circulatoire à l'état définitif, autrement dit, du processus de la formation du circuit double.

Avant d'examiner à quel point la Grenouille offre une telle explication, recherchons le principe qui pourrait se trouver à la base de la transformation supposée du système sanguin.

* * *

Si dans un point du réseau vasculaire le sang ne changeait pas ses qualités chimiques, la circulation sanguine n'aurait pas de raison d'être. Ce point est l'endroit du corps où le sang veineux est oxydé et se transforme en sang artériel; la respiration détermine donc la circulation sanguine. Pour que celle-ci s'effectue, un organe communiquant au sang un mouvement continu est nécessaire; c'est le cœur. Dans le circuit sanguin simple des Poissons, la fonction du cœur se résume à une propulsion du sang veineux vers les branchies et, après s'être vidé, à l'aspiration d'une quantité du même sang, égale à celle qu'il vient d'expulser.

Un tel circuit peut être schématiquement représenté par un tube à paroi élastique et dont les extrémités sont réunies de façon que ce tube forme un anneau (fig. 1a). Supposant que la paroi est perméable pour les gaz et étanche pour les liquides, une partie de l'anneau qui passerait par une chambre d'aération, communiquerait à un liquide contenu dans le tube, l'oxygène de l'air pur passant par ladite chambre, oxygène dont ce liquide serait avide. Un compresseur, embrassant une autre partie de l'anneau et flanqué de valves n'autorisant le mouvement du liquide qu'en un sens, conditionnerait, par une action périodique, le flux de ce dernier dans l'anneau. Passé la chambre d'aération, ce flux perdrait progressivement, à

travers la paroi du tube, son oxygène, pendant que l'anhydride carbonique d'un air impur, entourant les parties de l'anneau non comprises dans la chambre d'aération, pénètrerait dans le liquide.

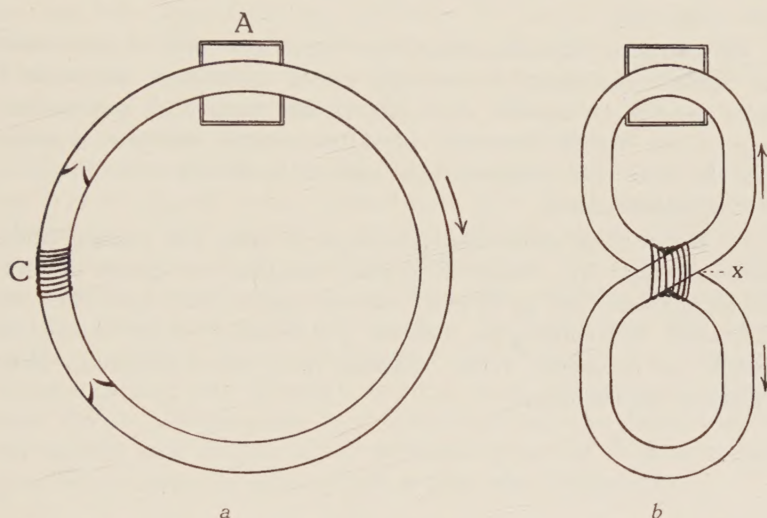


Fig. 1. — Schéma de la transformation d'un cercle simple (*a*) de la circulation sanguine en un cercle double (*b*); A : chambre d'aération; C : compresseur; X : point de la formation éventuelle d'un pertuis entre deux flux. Les flèches indiquent la direction du mouvement du liquide (voir le texte).

Pour transformer le circuit simple que présente notre modèle (fig. 1a) en un circuit double, pareil à celui que constitue le réseau sanguin des Vertébrés à poumons, il ne suffirait pas de rapprocher l'un de l'autre deux points de l'anneau et les faire passer par un même compresseur : le mouvement régulier du liquide dans le tube ne serait plus possible.

Par contre, si nous faisions exécuter à chacune des parties du tube annulaire, situées par exemple aux extrémités d'un diamètre, une rotation de 90° et en sens inverse (2), le tube prendrait la forme du chiffre huit, sans que la circulation du

(2) Ou, ce qui revient au même, une rotation de 180° à l'une des extrémités, l'autre restant immobile (comme le représente la fig. 1^b).

liquide y soit arrêtée. Si maintenant nous plaçons le compresseur à l'endroit du croisement des deux moitiés de l'anneau, nous obtenons le schéma de la circulation sanguine double. Les deux segments du tube passant à travers un même compresseur correspondent au cœur des Vertébrés pulmonés, par lequel un corpuscule de sang passe deux fois au cours d'un circuit complet (fig. 1b).

Remarquons immédiatement que bien que nous ayons ainsi un schéma exprimant le principe de la circulation sanguine à deux cercles, ce modèle n'est pas encore celui d'un cœur composé d'une moitié artérielle et d'une moitié veineuse, comme l'est le cœur des Reptiles tels que le Crocodile, des Oiseaux et des Mammifères.

La réalité d'un croisement, analogue à celui que montre notre schéma (fig. 1b), dans le réseau sanguin au cours de son développement, est nettement attestée par le fait que, chez les Amniotes homéothermes, l'artère pulmonaire et la racine de l'aorte se croisent. Nous n'allons pas nous attarder, pour l'instant, sur ce point.

* * *

Si nous supposons qu'à l'endroit où, suivant notre schéma (fig. 1b), deux flux quittent le compresseur, il s'établisse une communication entre les parties du tube qui s'y trouvent en contact, ces flux se mélangeraient inévitablement et continueraient à couler, sous forme d'un liquide à caractère m i x t e, dans les parties divergeantes du tube. Et ceci correspond exactement à ce qu'il faut admettre pour représenter schématiquement la circulation sanguine chez la Grenouille, ainsi que chez les Reptiles à ventricule du cœur non divisé ou imparfaitement divisé en deux chambres; en ce disant nous supposons évidemment qu'aucun dispositif spécial n'empêche le mélange, dans le ventricule, des deux sortes de sang que les oreilettes y déversent.

En admettant que le sang provenant d'un ventricule cardiaque non-divisé est mixte, nous devons nous rappeler que ce caractère du sang ne peut pas être considéré comme primitif, parce que, comme il a déjà été dit plus haut, c'est l'existence d'un sang artériel (oxydé) et d'un sang veineux (désoxygéné) qui constitue la raison même de la circulation sanguine. On trouve d'ailleurs déjà les deux sortes de sang chez les Poissons, dont le réseau vasculaire ne présente qu'un cercle simple.

Ceci amène à se demander s'il n'est pas erroné de voir dans le cœur de la Grenouille une structure plus primitive que celle qu'on trouve chez le Crocodile, animal semi-aquatique également, et si les ancêtres des Batraciens n'auraient pu avoir un cœur plus parfaitement subdivisé en moitié artérielle et moitié veineuse ? Ne devrait-on pas voir dans l'état que présente le cœur à ventricule non divisé de la Grenouille une sorte de dégradation due à l'adaptation d'animaux pulmonés à une existence d'amphibies ? Autrement dit, ne prenons-nous pas une spécialisation très poussée pour une preuve de primitivisme ?

Une idée semblable à la nôtre est exprimée par FOXON (1947), au travail duquel nous reviendrons plus loin. Songeant aux Dipneustes, chez lesquels le cœur est plus ou moins entièrement divisé aussi bien dans sa partie ventriculaire que dans sa partie auriculaire, l'auteur cité dit que, bien que personne ne suppose que les Dipneustes soient les ancêtres des Batraciens, leur cœur suggère qu'il est vraisemblable que les Poissons qui devaient donner origine aux derniers, avaient aussi un cœur complètement divisé. (Remarquons à ce propos que personnellement nous ne voyons pas l'utilité ou la nécessité pour les Poissons sans poumons d'avoir un cœur pareil à celui des Dipneustes.)

* * *

Sous l'emprise des idées de HAECKEL et ayant cru avoir assigné aux Batraciens la place exacte dans le système des Vertébrés, notamment entre les Poissons et les Reptiles, on s'est occupé surtout à établir l'homologie entre les vaisseaux rattachés au cœur des Vertébrés terrestres et ceux des arcs branchiaux des Poissons. En conséquence, on a voulu voir, pour les Vertébrés pulmonés, le modèle de vascularisation le plus primitif dans le dispositif qu'on trouve chez les Batraciens. Or les schémas devenus classiques, comme celui de GAUPP que reprennent BENNINGHOFF (1933) et tout récemment STEPHAN (1954), et qui prétendaient représenter exactement la circulation sanguine des Batraciens anoures, chez lesquels les oreillettes du cœur sont isolées l'une de l'autre par une cloison, supposent un mécanisme très compliqué (fig. 2).

Des recherches plus récentes et expérimentales de VANDERVAEL (1933) et de FOXON (1947) prouvent que le schéma cité est inexact et n'exprime que ce qu'on voulait et non ce qui se passe réellement dans un cœur de Grenouille. Conformément

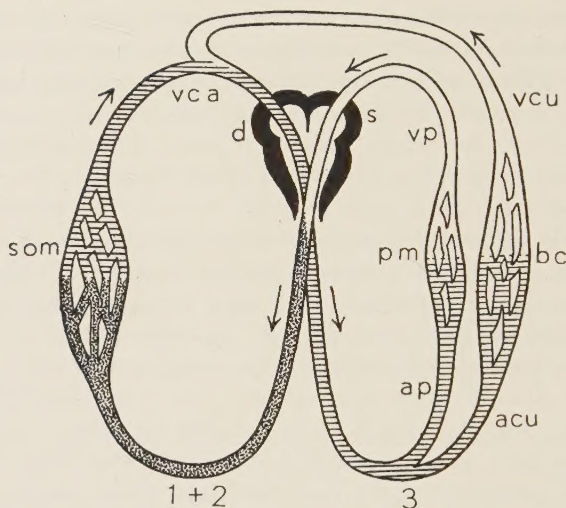


Fig. 2. — Schéma de la circulation sanguine chez la Grenouille, suivant GAUPP (d'après BENNINGHOFF, 1933; modifié); *ap* : artères pulmonaires; *acu* : artères cutanées; *bc* : réseau des capillaires de la cavité buccale et de la peau; *d* : oreillette droite; *pm* : réseau sanguin des poumons; *s* : oreillette gauche; *som* : capillaires du corps et de la tête; *vca* : veines caves; *vcu* : veine cutanées; *vp* : veines pulmonaires; 1 + 2 : canaux carotidiens et aortiques; 3 : canaux pulmo-cutanés. En blanc : vaisseaux à sang artériel; rayé : à sang veineux; pointillé : à sang mélangé.

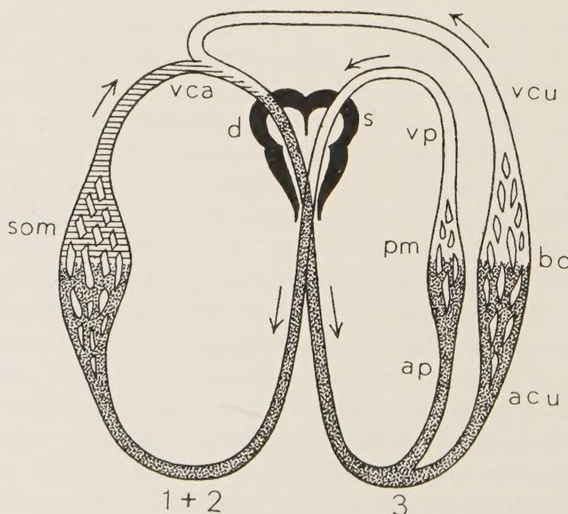


Fig. 3. — Schéma de la circulation sanguine chez la Grenouille, suivant les données de VANDERVAEL, 1933. — Mêmes désignations que sur la fig. 2.

aux résultats des expériences de ces auteurs, expériences dont il sera parlé plus loin, le schéma de la circulation sanguine devrait être celui qui est représenté sur la figure 3 et qui concorde, d'une part, avec notre modèle (fig. 1b), à condition de supposer un pertuis près du point x de celui-ci, et d'autre part, avec la façon de voir de G. CUVIER (voir BRÜCKE, 1852, p. 360).

* * *

La comparaison du cœur de la Grenouille avec celui des Reptiles permet de comprendre la position des orifices des trois paires de canaux prenant origine dans le tronc artériel *(truncus arteriosus)* de la première : les entrées de ces canaux qui, chez les Reptiles, sont enroulés l'un autour de l'autre, se trouvent plus éloignées l'une de l'autre et disposées, de gauche à droite, en ordre inverse chez le Batracien (fig. 4).

Le bulbe cardiaque de la Grenouille semble clairement indiquer, par la structure de sa paroi, qu'il constitue une partie étirée du ventricule; la valve spirale qui sépare, dans ce bulbe, la rampe pulmonaire de la rampe aortique, pourrait être, dans ces conditions, l'ébauche ou le rudiment du septum ventriculaire des Reptiles, suivant qu'on fait provenir ceux-ci des Batraciens ou suivant qu'on voit dans le cœur de ces derniers une transformation de la structure qu'on trouve chez les premiers. On attribue d'ailleurs à la valve spirale la valeur fonctionnelle d'un suppléant du septum ventriculaire.

* * *

Le mélange des sangs provenant des oreillettes dans un ventricule non subdivisé paraissant inévitable, des théories, devenues classiques, admettent l'existence des dispositifs anatomiques ou fonctionnels qui permettraient la séparation, dans le ventricule ou à sa sortie, du sang artériel et du sang veineux et leur canalisation respectivement vers le grand cercle de la circulation et vers le cercle pulmonaire.

Ces dispositifs consisteraient, chez les Batraciens anoures, dans :

1) la différence de pression dans diverses parties du système vasculaire;

2) la structure spongieuse de la paroi interne du ventricule du cœur;

3) la présence d'une valve spirale dans le bulbe cardiaque.

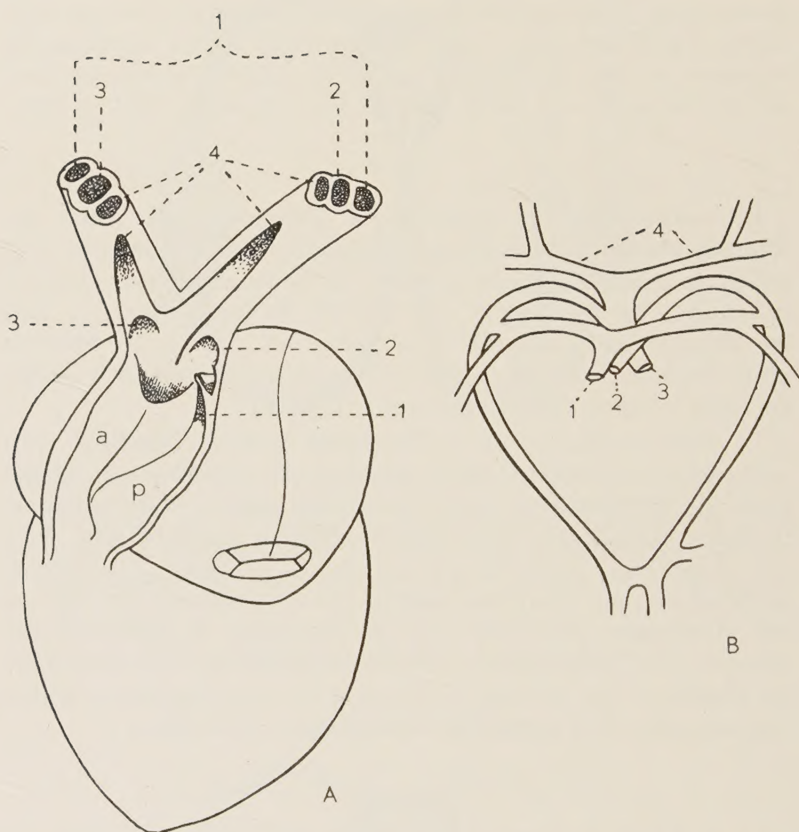


Fig. 4. — Origine de l'artère pulmonaire et des crosses aortiques (en vue ventrale) : A : chez la Grenouille; le bulbe cardiaque et les branches du tronc aortique sont partiellement disséqués pour montrer leurs creux (d'après VANDERVAEL, modifié); B : artères partant du cœur de la Tortue marine, *Thalassochelys* (d'après VIALLETON, modifié); *a :* rampe aortique du bulbe; *p :* sa rampe pulmonaire; entre les deux rampes : la valve spirale; 1 : artère pulmonaire ou, chez la Grenouille, entrée commune des canaux pulmo-cutanés et continuation de ceux-ci dans les deux branches du tronc artériel; 2 : orifice de la crosse aortique gauche; 3 : orifice de la crosse droite; 4 : canaux carotidiens.

La très ingénieuse théorie de E. BRÜCKE (1852) qui avait cherché le premier à donner une explication de ce qui se passe dans le réseau vasculaire des Anoures, admettait, comme l'exprime VANDERVAEL (1933, p. 587), que le jeu de la valvule spirale « permettrait une répartition élective des deux espèces de sang dans les vaisseaux qui s'échappent du cœur ».

L'auteur cité résume ainsi la théorie de BRÜCKE :

« Bien que le ventricule soit unique, il résulte de la disposition lacunaire de sa paroi interne que le sang veineux venant de l'oreillette droite et le sang artériel venant de l'oreillette gauche ne se mélangent que très peu dans la cavité ventriculaire; la première portion de sang évacuée dans le bulbe pendant la systole sera le sang veineux, le plus proche de l'orifice bulbo-ventriculaire. Ce sang veineux passera entièrement dans la rampe pulmo-cutanée — et de là dans les artères pulmo-cutanées — parce que, en raison d'une faible résistance périphérique, la pression sanguine y est plus petite que dans le cavum aortique. Par contre, pendant la deuxième phase de la systole ventriculaire, sous l'effet de l'augmentation de la pression du sang, la valvule spirale vient s'appliquer devant l'entrée du canal pulmo-cutané, de sorte qu'à partir de ce moment le sang évacué par le ventricule et qui est surtout du sang artériel passe exclusivement dans les arcs aortiques ».

A. SABATIER (1873) a apporté à la théorie de BRÜCKE quelques modifications dont l'essentiel est résumé par VANDERVAEL (l.c., p. 588) ainsi :

« Comme l'orifice bulbo-ventriculaire est directement en regard de la rampe aortique, le sang (3) passe en premier lieu dans celle-ci, puis arrive dans la rampe pulmo-cutanée en franchissant le bord libre de la valvule spirale. La pression sanguine étant plus faible dans la rampe pulmonaire, la majeure partie du sang veineux passe dans les artères pulmo-cutanées, une petite partie seulement étant lancée dans les arcs aortiques pendant cette première phase de la systole. A ce moment, le bulbe se contracte, ce qui a pour effet d'appliquer contre sa paroi antérieure le bord libre de la valvule spirale et, par conséquent, d'empêcher désormais le sang de passer dans la rampe pulmonaire. Il en résulte que le sang qui sort du ventricule pendant la deuxième partie de la systole ventriculaire, et qui est

(3) D'accord avec BRÜCKE, SABATIER admettait deux phases de la systole et le caractère veineux du sang pénétrant le premier dans le bulbe.

surtout du sang artériel, passe entièrement dans les aortes et les carotides. Ces vaisseaux reçoivent donc d'abord du sang veineux puis du sang artériel, tandis que les pulmonaires ne reçoivent que du sang veineux ».

...« Enfin, la contraction du tronc artériel impair interviendrait, elle aussi, pour canaliser le sang artériel pur dans les carotides : en appliquant la paroi du tronc contre l'origine de la cloison verticale, elle empêcherait le sang artériel de la fin de la systole de passer par le canal aortique gauche; tout ce sang passerait dans la partie du tronc correspondant à l'origine du canal aortique droit où naissent, comme nous l'avons vu plus haut (4), les deux canaux carotidiens ».

Ainsi la différence entre les vues de BRÜCKE et celles de SABATIER consiste en ceci :

d'après le premier, le sang veineux passe d'abord par la rampe pulmonaire; puis, l'entrée de celle-ci étant fermée par la valvule spirale, le sang artériel s'engage dans la rampe aortique;

d'après le second, c'est d'abord par la rampe aortique que passe une partie de sang veineux; puis, ayant contourné le bord libre de la valve spirale, le sang veineux suit la rampe pulmo-cutanée; la valve spirale ayant fermé ensuite l'entrée de la rampe pulmonée, le sang artériel emprunte la rampe aortique et est ensuite sélectionné pour les carotides.

Comme le note VANDERVAEL, la théorie ainsi modifiée par SABATIER « a rencontré l'adhésion presque générale ». Dans l'ouvrage le plus récent traitant de la circulation sanguine des Vertébrés de F. STEPHAN (1954, pp. 900-901) on la voit également acceptée, mais on la trouve suivie de la remarque importante suivante (5) :

« L'explication qui précède montre qu'avec ses perfectionnements et son mécanisme compliqué le cœur des Anoures est tout juste capable d'empêcher que le sang oxygéné ne se mélange totalement au sang réduit. Encore est-ce là une interprétation optimiste, certains auteurs admettant que le mélange des sangs est complet. Il faut dire qu'un échange de sang s'impose pour la simple raison que l'atrium droit contient plus de

(4) Voir la fig. 4A.

(5) Notons que STEPHAN semble ignorer les expériences de VANDERVAEL et de FOXON.

sang que l'atrium gauche. Les poumons, en effet, ne peuvent de loin recevoir autant de sang que le reste du corps. Enfin la peau et le pharynx sont le siège d'une hématose intense. Mais le sang qui revient de ces territoires se rend à l'atrium droit ».

Avant de passer aux expériences qui avaient pour but de contrôler les théories résumées ci-dessus, remarquons à propos d'elles :

1) que leurs auteurs n'attribuaient au fond qu'un rôle passif à la valve spirale; ce rôle nous paraît comparable à celui du « tiroir » des machines à vapeur où cette dernière, tout en restant la même, change sa direction au moyen de ce « tiroir » qu'elle actionne;

2) qu'ils étaient certains de l'équivalence des deux crosses aortiques de la Grenouille.

* * *

Les expériences de VANDERVAEL (1933) étaient faites avec des Grenouilles auxquelles préalablement avait été enlevé le cerveau. En introduisant dans « la circulation pulmonaire de retour » (c'est-à-dire, dans la veine pulmonaire) d'une Grenouille décérébrée de l'encre de Chine, cet auteur colorait en noir le sang de l'oreillette gauche de l'animal. Il a pu ainsi observer que le sang coloré « passe aussi bien dans les artères pulmo-cutanées que dans les crosses aortiques et les carotides ». Ceci l'amène à refuser aux dispositifs anatomiques du bulbe cardiaque et, en particulier, à la valve spirale le pouvoir d'assurer une distribution élective des deux sortes de sang (l.c., p. 599).

Ses expériences lui ayant montré la simultanéité du passage du sang dans les trois paires d'artères naissant du tronc artériel impair, VANDERVAEL reconnaissait que cette simultanéité n'est pas la preuve de l'identité qualitative du liquide y passant; par contre, elle semblait lui donner la certitude « qu'il n'existe pas entre l'artère pulmo-cutanée et l'aorte, la grosse différence de pression périphérique sur laquelle BRÜCKE et SABATIER ont basé leur théorie » (l.c., p. 594). Il arrivait à la conclusion « que les deux rampes bulbaires se remplissent de sang simultanément et qu'elles sont toutes deux perméables

au sang issu du ventricule pendant toute la durée de la systole de celui-ci », ce qui va à l'encontre de la théorie classique.

En conséquence, VANDERVAEL propose une théorie plus simple et qui se résume ainsi (voir la fig. 3) :

1) la séparation de deux sortes de sang s'arrête au niveau des oreillettes;

2) le sang mixte venant du ventricule est également réparti entre les deux rampes bulbaires et toutes les artères reçoivent ainsi un même sang;

3) lorsque les poumons interviennent dans l'oxygénisation du sang — ce qui a lieu en été, ou, autrement dit, lorsque la Grenouille ne séjourne pas dans l'eau — ils ne font qu'ajouter « une dose supplémentaire de sang artériel au sang mixte distribué par le cœur à tous les organes du corps ».

* * *

FOXON (1947) a répété, encore avec les Anoures privés de cerveau, l'expérience de VANDERVAEL, mais au lieu de l'encre de Chine, il injectait dans la veine pulmonaire de ces animaux une matière opaque pour les rayons X, le thorotrast; il a pu constater qu'à la contraction ventriculaire, le sang est mélangé dans celui-ci et violemment envoyé dans le cône artériel. Les expériences de cet auteur n'ont que confirmé l'exactitude des observations de VANDERVAEL.

FOXON déclare avec conviction qu'il est actuellement absolument clair que la vieille hypothèse est une fantaisie née de déductions incorrectes concernant le fonctionnement des diverses parties du cœur de la Grenouille, ainsi que de celles qui concernent la signification de ce dernier dans l'évolution du système vasculaire des Vertébrés. Il affirme que rien ne montre que le cœur des Anoures travaille de manière à éviter la mixture du sang retournant des poumons et de celui revenant de la circulation générale du corps. Ainsi il arrive à la conclusion qu'au point de vue de la structure du cœur, l a G r e n o u i l l e n e p e u t p a s ê t r e c o n s i d é r é e c o m m e p r é s e n t a n t l a t r a n s i t i o n d e s P o i s s o n s a u x V e r t é b r é s à c œ u r c o m p l è t e m e n t d i v i s é (en une partie artérielle et une partie veineuse). Nous ne pouvons qu'exprimer notre accord sur ce dernier point.

* * *

Aussi convaincantes que soient les expériences citées et aussi évidente que paraisse la nécessité d'admettre pour le processus de la circulation sanguine des Anoures le schéma de notre fig. 3, les remarques suivantes viennent cependant à l'esprit :

1) Comme nous l'avons déjà noté plus haut, la théorie de Vandervael refuse, au fond, toute raison d'être aux particularités anatomiques du cœur des Anoures. En effet, pour que les deux espèces de sang provenant des oreillettes puissent se mélanger dans le ventricule et de là être envoyées, sous forme d'une même mixture, à toutes les artères indistinctement, la valve spirale et d'autres dispositifs structuraux du cœur en question ne sont pas nécessaires. Ils existent cependant.

2) Ce qui paraît particulièrement surprenant dans des travaux physiologiques, c'est la facilité avec laquelle les chercheurs étudiant une fonction donnée d'un organisme, réussissent à ne pas tenir compte des données de leur propre science concernant d'autres fonctions du même organisme. Ainsi les Grenouilles privées de leur cerveau sont considérées par Vandervael et par Foxon comme des organismes normaux et les faits qu'elles permettent d'observer, comme des phénomènes se produisant normalement chez ces animaux. Ces auteurs semblent ignorer l'existence de l'innervation vaso-motrice et en particulier l'importance que pourrait avoir, dans leurs expériences, l'absence du nerf vague. On peut cependant supposer que les pertuis entre des vaisseaux qui se touchent, les organes tels que les ganglions carotidiens, etc., peuvent dépendre directement du système nerveux central; que l'ouverture ou la fermeture des pertuis, la dilatation ou la contraction des vaisseaux, etc., influencent la pression et la vitesse du flux sanguin dans un tronçon du réseau vasculaire. Le dosage du sang arrivant au cœur par la veine pulmonaire et par la veine cutanée peut rendre bien différent le sang mixte qui, lors de la systole, est expulsé par le ventricule.

3) Comme le remarque Foxon lui-même, la Grenouille est un animal amphibie par excellence; sa circulation sanguine à terre ou sous l'eau est toute différente. Sous l'eau, il n'y a que la respiration cutanée qui existe; à terre, la respiration pulmonaire vient s'y ajouter. Sous l'eau, par conséquent, le sang artériel (oxydé) arrive au ventricule du cœur par l'oreillette droite, alors que pendant la respiration au moyen des poumons, le sang artériel y est amené aussi, si pas exclu-

sivement, par l'oreillette gauche. Ceci permet même à l'auteur cité de parler de la versatilité du mécanisme respiratoire suivant la saison ou suivant l'ambiance dans laquelle se trouve le Batracien. En effet, les conditions de la respiration cutanée ne sont pas les mêmes sur terre et sous eau, étant donné qu'un volume d'eau ne contient qu'une quantité faible d'air dissous susceptible d'être absorbé par la peau. Aussi la disposition des vaisseaux cutanés est bien différente chez les Anoures presque entièrement terrestres, tels que le Crapaud, et les Anoures plus aquatiques, tels que la Grenouille. La figure 5 que nous empruntons à un beau travail de BYSTROW (1947) et qui reproduit les résultats d'une recherche de MEDVEDEV (1938), montre nettement que le réseau vasculaire de la peau est étalé sur



Fig. 5. — Position des vaisseaux cutanés chez les Anoures : A : terrestre, le Crapeau, *Bufo bufo* (LINNÉ); B : plus aquatique, la Grenouille, *Rana ridibunda* PALLAS. (D'après A. BYSTROW, 1947.)

les flancs du corps de *Bufo bufo* (L.), alors que chez *Rana ridibunda* PALLAS, l'étendue de ce réseau est réduite au dos, seule partie du corps émergeant de l'eau lorsque la Grenouille vient à la surface.

4) Le fait que le sang artériel venant par la veine cutanée peut s'ajouter au sang veineux dans l'oreillette droite, tandis que dans l'oreillette gauche le sang veineux, lors de la suspension de la respiration au moyen de poumons, revient de ces derniers (par la veine pulmonaire) non modifié et se substitue au sang artériel qui s'y trouvait pendant la respiration pulmonaire, permet de modifier la thèse de VANDERVAEL. Cet auteur disait en effet que la séparation de deux sortes de sang s'arrête au niveau des oreillettes; nous croyons possible de dire que, chez les Anoures, le mélange du sang veineux venant du corps et du sang artériel venant de la peau ou des poumons se produit déjà dans les oreillettes et, en ce qui concerne l'oreillette droite, même peut être avant d'y entrer (6).

* * *

La dissection des Anoures tels que *Rana temporaria, Bufo bufo* et *Hyla arborea,* nous a montré que les descriptions et les images connues du système artériel de ces animaux n'étaient pas tout à fait exactes. On représente toujours leur aorte dorsale comme le résultat de la fusion des deux crosses aortiques en un seul vaisseau, duquel naissent des artères destinées à irriguer les viscères abdominaux (7) et les membres postérieurs, les extrémités antérieures étant irriguées par les artères sous-clavières.

Or, en réalité, les crosses aortiques ne fusionnent pas mais sont simplement accolées l'une à l'autre sur une certaine longueur où une adventice commune les recouvre, tandis que leurs creux ne communiquent qu'en un point que nous désignerons du nom de pertuis d'ECKER, cet auteur ayant exactement décrit l'état de choses (8). Il disait, en effet, dans sa magnifique Anatomie de la Grenouille (1864-1882, pp. 71 et 75), que seul la crosse

(6) Voir SAVOLIN, 1949, p. 8.
(7) Voir, par exemple, la fig. 668 de STEPHAN (1954).
(8) La priorité de la constatation de ce pertuis appartient cependant à BRÜCKE (1852) ou même à HYRTL (1838) que cite le premier de ces auteurs (l. c., p. 356).

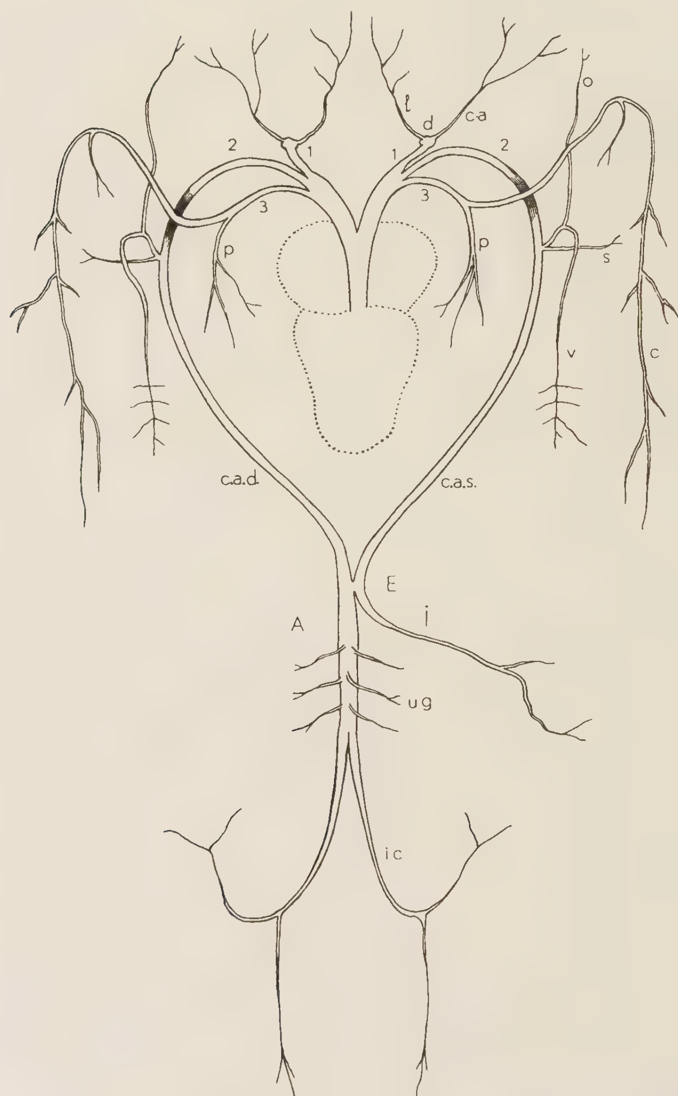


Fig. 6. — Système artériel de la Grenouille verte, *Rana esculenta*, en vue ventrale (d'après A. ECKER, modifié); A : aorte dorsale; C : *arteria cutanea; ca : arteria carotis communis; cad :* crosse aortique droite; *cas :* crosse aortique gauche; *d :* ganglion carotidien; E : pertuis d'Ecker; I : *arteria intestinalis communis* (seu : *a. cœliaco-mesenterica*); *ic : aa. iliacæ communes; l : a. lingualis;* O : *a. occipitalis; p : a. pulmonalis; s : a. subclavia; ug : aa. urogenitales;* V : *a. vertebralis;* les deux branches du tronc aortique donnent naissance chacune aux canaux : 1 : carotidien; 2 : aortique; 3 : pulmo-cutané.

aortique *(canalis aorticus)* droite se continue en aorte dorsale (abdominale, comme il l'appelait), tandis que la crosse gauche ne communique avec la crosse droite que par un petit orifice, après quoi la crosse gauche devient l'artère du tube digestif et des organes s'y rapportant *(arteria cœliaco-mesenterica)*. La figure 6 a pour but de donner une image plus exacte des relations entre les deux crosses aortiques.

Ayant fait des coupes microscopiques à travers les crosses en question au niveau où elles convergent, nous avons pu constater que, chez *Rana temporaria,* le diamètre de l'anastomose entre les deux vaisseaux, autrement dit l'épaisseur du pertuis d'ECKER est d'environ 780 microns. Admettant une contraction due à la déshydration de la préparation, on peut estimer le diamètre du pertuis comme égal à 1 mm environ (voir la fig. 7).

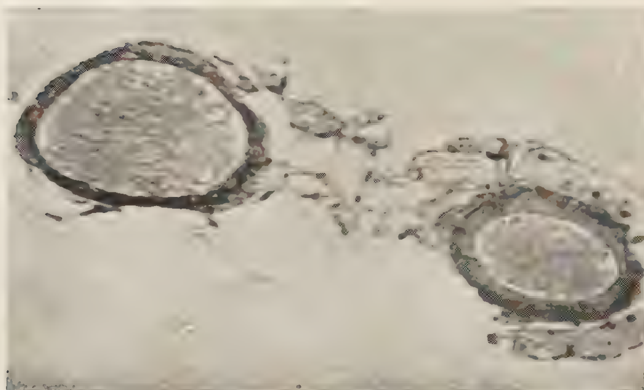
Le pertuis d'ECKER de la Grenouille est sans aucun doute l'homologue de l'anastomose qu'on trouve entre les crosses aortiques du Lézard, de la Tortue, etc. (voir les figures 4b et 8).

Remarquons que la formation des pertuis là où deux vaisseaux sanguins viennent en contact ou se croisent, semble être une règle assez générale, lorsqu'on pense au *foramen Panizzæ* des Reptiles, ainsi qu'aux perforations des cloisons entre deux cavités d'un ventricule cardiaque et entre les oreillettes du cœur de certains Vertébrés. (Au point de vue mécanique, le contact annule l'élasticité des parois et diminue ainsi leur résistance.)

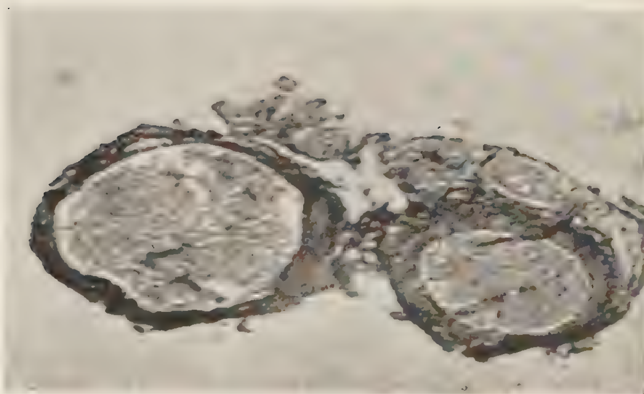
* * *

Supposant que le pertuis d'ECKER pourrait être un dispositif pour régulariser le flux sanguin dans les deux vaisseaux qu'il réunit — par exemple, équilibrer, tout comme le pertuis de PANIZZA chez les Reptiles (suivant EWER, 1950), la pression sanguine dans ceux-ci — on arrive à la conclusion que tant morphologiquement que physiologiquement, les deux crosses aortiques des Anoures ne sont pas équivalentes. Ceci nous amène à comparer la Grenouille avec les Reptiles, chez lesquels la valeur fonctionnelle des deux crosses est nettement différente.

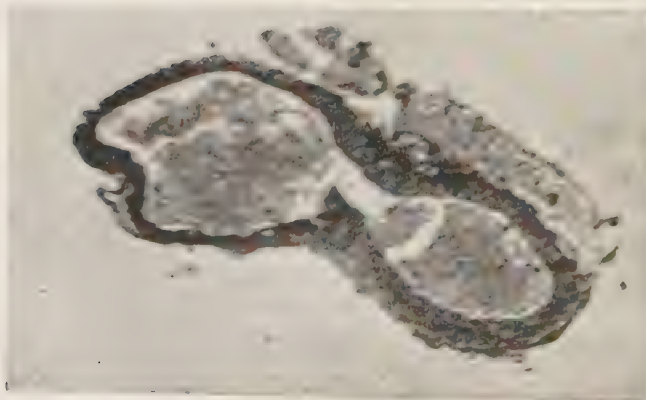
Chez le Crocodile, dont le ventricule du cœur est complètement divisé par une cloison musculaire en deux chambres, celle du côté droit donne origine à l'artère pulmonaire et à l'arc aortique gauche, tandis que du compartiment gauche du ventricule naît seul l'arc aortique droit. Là où les deux arcs se



a



b



c

Fig. 7.

croisent et viennent ainsi en contact, il se forme l'orifice de PANIZZA mettant leurs creux en communication (fig. 8).

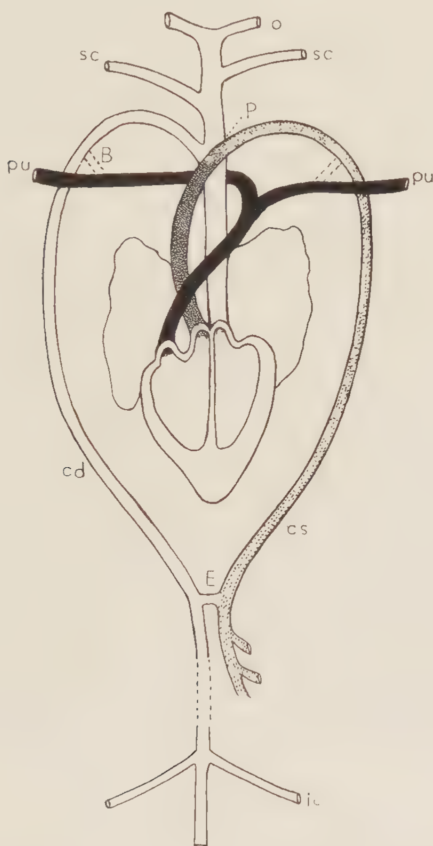


Fig. 8. — Système artériel du Crocodile en vue ventrale (en partie, d'après HERTWIG). Pertuis réunissant diverses artères : B : canal de Botal (atrophié à la fin de l'ontogénèse); E : pertuis d'ECKER; P : endroit où se forme le pertuis de Panizza; artères : *cd* : crosse aortique droite; *cs* : crosse aortique gauche; *ic* : artère iliaque; *o* : carotide; *pu* : pulmonaire; *sc* : sous-clavière. En blanc : sang artériel; en noir : sang veineux; pointillé : sang mélangé.

Fig. 7. — Coupes microscopiques à travers les crosses aortiques de la Grenouille (*Rana temporaria* LINNÉ) au niveau de leur convergence, l'adventice ayant été préalablement presque entièrement écartée. On voit le rapprochement, puis la réunion des crosses par une anastomose. Agrandissement : *a* : 35, *b* : 48 et *c* : 56 fois environ.

Chez les Reptiles à ventricule cardiaque incomplètement divisé en deux loges, autrement dit, chez les Lacertiliens, les Ophidiens, les Chéloniens, du côté droit du ventricule proviendrait seulement l'artère pulmonaire, tandis que de son côté gauche naîtraient les deux crosses aortiques. A la contraction du ventricule, la cloison qui s'y trouve, touche ses parois et, rendant ainsi complète la séparation des deux loges, sépare les diverses sortes de sang : le sang veineux destiné à l'artère pulmonaire, le sang artériel coulant dans la crosse aortique droite et le sang mixte versé dans la crosse gauche (9). Cette distribution élective des trois sortes de sang serait possible grâce à ce que l'artère pulmonaire constitue la continuation du cavum pulmonale de la partie droite du ventricule, tandis que la chambre gauche de ce dernier comporte un cavum arteriosum fournissant du sang artériel à la crosse droite et un cavum venosum qui pourvoit en sang mixte la crosse gauche.

On ne comprend pas bien, cependant, pourquoi, chez le Crocodile, le sang de la crosse gauche (issue du ventricule droit) serait différent de celui qui coule dans l'artère pulmonaire (issue du même ventricule droit, complètement isolé ici du ventricule gauche). On peut toutefois supposer que le sang veineux dans la crosse gauche pourrait changer son caractère constitutionnel à partir du *foramen Panizzæ,* le sang artériel de la crosse droite s'y ajoutant et lui conférant ainsi le caractère mixte. L'existence du dit orifice, qui constitue une spécialisation, recevrait ainsi une justification fonctionnelle. En effet, chez le Crocodile, le contenu du ventricule gauche étant destiné, lors de la systole ventriculaire, à un seul vaisseau — à la crosse aortique droite, alors que le contenu du ventricule droit est réparti entre l'artère pulmonaire et la crosse gauche, on conçoit aisément que par le pertuis de PANIZZA il doit passer plus de sang de la crosse droite à la crosse gauche qu'en sens inverse (10).

(9) Voir, par exemple, PARKER et HASWELL, 1943, vol. II, pp. 366-367; suivant G. R. DE BEER (1928, p. 109), chez *Lacerta,* les deux crosses aortiques naissent des côtés opposés du ventricule, ce qui n'empêche pas cependant la distribution élective des deux sortes de sang telle qu'elle est décrite par les auteurs précités. Nous nous fions provisoirement à ces données, les Reptiles n'ayant pas été examinés au cours de cette étude. La distribution des trois sortes de sang dans les artères partant du cœur du Crocodile a été supposée déjà par A. F. J. C. MAYER (1835) (voir BRÜCKE, l. c., p. 363).

(10) Remarquons à ce propos que PANIZZA lui-même croyait que le sang passe seulement de la crosse droite à la crosse gauche et que BRÜCKE (l. c., p. 353) voyait la raison de ce mouvement à sens unique dans le fait que le ventricule gauche, plus petit mais plus puissant, exerce une pression plus forte.

Puisque après avoir donné origine à l'artère cœliaco-mésentérique, l'aorte dorsale des Reptiles est constituée, de même que chez les Anoures, par la continuation de la crosse droite seulement (voir la fig. 8), on comprend que les membres postérieurs et la queue reçoivent, par les artères respectives, du sang artériel, tout comme le reçoivent, par les artères sous-clavières, les extrémités antérieures (11). Il n'y a d'ailleurs pas de raisons pour que les membres postérieurs, appelés à exécuter du travail musculaire au moins aussi important que les membres antérieurs, ne reçoivent pas du sang aussi oxygéné que ceux-ci. Il en est de même pour la queue dont le rôle, par exemple chez le Caméléon, n'est pas moins important que celui d'une des extrémités paires. Rappelons-nous que le travail musculaire exige plus d'oxygène par unité de temps que le fonctionnement, pendant la même durée, des viscères, ce fonctionnement étant de nature principalement chimique. A ce point de vue, il ne faut pas sous-estimer le travail musculaire de la tête irriguée par les artères carotides (12); et celles-ci naissent de la même crosse aortique (droite) que les artères irriguant les extrémités.

Ainsi donc, chez les Reptiles, la crosse aortique droite irrigue, par les artères qui en proviennent, l'appareil locomoteur, tandis que la crosse gauche peut être désignée comme splanchnique ou chylopoiétique. Le rôle physiologique différent des deux crosses aortiques étant évident en ce qui concerne les Reptiles, il serait difficile de ne pas supposer la non-équivalence des deux crosses chez les Anoures également. Et ceci impose la prudence pour réfuter l'existence, dans le cœur de la Grenouille, d'un dispositif électif pour diverses sortes de sang.

* * *

Dans le présent travail nous nous sommes limités à l'examen du cœur et des artères des Anoures, nos observations sur les Urodèles ne nous ayant pas encore permis de vérifier certains détails concernant le réseau vasculaire de ces derniers. C'est pour la même raison que nous ne nous sommes pas étendus sur le système veineux des Batraciens en général. Notre étude, aussi incomplète qu'elle soit, nous a fourni cependant la certitude que

(11) Rappelons que, chez les Reptiles, les deux artères sous-clavières naissent, en règle générale, de la crosse droite.

(12) Les mouvements des mâchoires, des lèvres, de la langue, des yeux, des paupières, etc. constituent une somme de travail musculaire considérable.

la circulation sanguine de la Grenouille est encore loin d'être exactement comprise dans toute sa complexité et dans toute sa finesse. Animal le plus parfait de tous les Vertébrés au point de vue de l'adaptation à une existence amphibie, la Grenouille n'apparaît pas à nos yeux, de même qu'à ceux de FOXON, comme représentant le stade évolutif à partir duquel aurait pu se développer le système vasculaire des Reptiles. La structure et le fonctionnement du cœur d'une Grenouille ne nous semblent aucunement plus primitifs que ceux du cœur d'un Lézard, de même que nous ne voudrions pas admettre que le mécanisme d'un sous-marin puisse être considéré comme le prototype de celui d'une locomotive.

Remarquons encore qu'il nous paraît absolument inexact de dire que le cœur des Vertébrés pulmonés est « divisé » en deux parties, artérielle et veineuse; il serait plus conforme à l'essense du phénomène de dire que leur cœur est composé de deux parties qui peuvent, à divers degrés, communiquer entre elles.

Il nous est un agréable devoir d'exprimer notre gratitude à M. le Dr E. LELOUP, Directeur a. i. de l'Institut, qui nous a accordé la possibilité d'illustrer abondamment ce texte; à M. S. LEFÈVRE, Assistant à l'Institut, qui a bien voulu exécuter les microphotographies ici reproduites; à M. E. WALSCHAERTS, préparateur-technicien à l'Institut, qui nous a aidé à effectuer des fines dissections sous le binoculaire; et à Melle M.-L. VAN MELLE qui a exécuté les dessins utiles.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

BEER, G. R. DE, 1928, *Vertebrate zoology. An introduction to the comparative anatomy, embryology, and evolution of chordate animals.* (London.)

BENNINGHOFF, A., 1933, *Herz.* (Dans : L. BOLK, E. GÖPPERT, E. KALLIUS u. W. LUBOSCH, *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere,* Berlin-Wien, vol. VI, pp. 467-556.)

BETHGE, E., 1898, *Das Blutgefäszsystem von Salamandra maculata, Triton tæniatus und Spelerpes fuscus; mit Betrachtungen über den Ort der Athmung beim lungenlosen Spelerpes fuscus.* (Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Leipzig, vol. 63, pp. 680-707.)

BOAS, J. E. V., 1882, *Ueber den Conus arteriosus und die Arterienbogen der Amphibien.* (Morphol. Jahrb., vol. 7, p. 488-572.)

BRÜCKE, E., 1852, *Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Physiologie des Gefäszsystems. I. Ueber die Mechanik des Kreislaufes bei den Amphibien.* (Denkschrift. d. k. Akad. d. Wiss., math. — natw. Kl., Wien, vol. 3, pp. 335-367.)

BRÜCKE, E. Th. von, 1925, *Die Bewegung der Körpersäfte.* (Dans : *Handbuch der vergleichenden Physiologie,* herausgegeben von H. WINTERSTEIN, vol. I, pp. 827-1110. — Jena, G. Fischer.)

BYSTROW, A. P., 1947, *Hydrophilous and Xerophilous Labyrinthodontes.* (Acta zoologica, vol. 28, pp. 137-164, Stockholm.)

ECKER, A., 1864-1882, *Die Anatomie des Frosches.* (Braunschweig.)

EWER, R. F., 1950, *Haemodynamic factors in the evolution of the double circulation in the vertebrates.* (The American Naturalist, Pensylvania, vol. 84, pp. 215-220.)

FOXON, G. E. H., 1947, *The mode of action of the heart in the frog.* (Proc. Zool. Soc. London, vol. 116, pp. 565-579.)

FOXON, G. E. H., and WALLS, E. W., 1947, *The radiographic demonstration of the mode of action of the heart of the frog.* (J. of Anatomy, vol. 81, pp. 111-117.)

HYRTL, J., 1865, *Cryptobranchus japonicus. Schediasma anatomicum, etc.* (Vindobonæ, G. Braumüller.)

KLUG, F., 1884, *Ueber die Hautathmung des Frosches.* (Archiv. f. Physiologie, Leipzig, pp. 183-190.)

LARKEY, S. V., and TEMKIN, O., 1943, *John Banister and the pulmonary circulation.* (Essays in Biology. In honor of Herbert M. Evans, pp. 285-292. Univ. of California Press.)

MOSSMAN, H. W., 1948, *Circulatory cycles in the Vertebrates.* (Biol. Rev. of the Cambridge Philos. Soc., 23, n° 3, pp. 237-255.)

PARKER, T. J., and HASWELL, W. A., 1943, *A Text-Book of Zoology.* (6e éd., vol. II, London, Macmillan et C°.)

SABATIER, A., 1873, *Etudes sur le cœur et la circulation centrale dans la série des Vertébrés.* (Montpellier et Paris.)

SAVOLIN, K., 1949, *A study of the distribution of oxygenated and deoxygenated blood through the conus arteriosus of the toad (Bufo bufo L.).* (Societas Scientiarum Fennica, Commentationes Biologicæ, vol. X, n° 4, pp. 1-12.)

SCHIMKEWITSCH, W., 1910, *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere.* (Stuttgart.)

STEPHAN, F., 1954, *Morphologie générale du système circulatoire.* (Traité de zoologie, publié sous la direction du Prof. P. P. GRASSÉ, tome XII, pp. 854-973. — Paris.)

TANDLER, J., 1933, *Gefäsze des Kiemenkreislaufes und ihre Umbildung.* (Dans : BOLK, GÖPPERT, KALLIUS u. LUBOSCH, *Handbuch der vergl. Anat. der Wirbeltiere,* vol. VI, pp. 557-562.)

VANDERVAEL, F., 1933, *Recherches sur le mécanisme de la circulation du sang dans le cœur des Amphibiens anoures.* (Archives de Biologie, Liège-Paris, tome 44, pp. 577-606.)

VIALLETON, L., 1911, *Eléments de Morphologie des Vertébrés.* (Paris, O. Doin et Fils.)

INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE.

AD. GOEMAERE, Imprimeur du Roi, 21, rue de la Limite, Bruxelles